第23卷 第2期　　昆 虫 学 报　　Vol. 23, No. 2
1980年5月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　May, 1980

昆虫种群累积发育频数的数学模拟中时滞个体的模拟处理*

陈维博　　陈玉平
(北京农业大学)(中国科学院动物研究所)

昆虫种群生态过程的数学模拟，一般多以研究单种种群在某一世代不同发育阶段中的数量变动为基础。一个种群在某一世代中从某一发育阶段进入到另一发育阶段时，由于个体发育速率的差异，形成了一种发育时间的分布。de Wit 等 (1974)、Goudriaan (1973)、Pielou (1969) 和 Stinner 等(1975)曾先后提出几种拟合发育时间分布曲线的方法，但都没有对种群内由于小部分发育特别迟缓的个体所造成的发育时间分布的显著偏态问题进行讨论。

本文以棉铃虫在不同温度下各发育期的实验室资料为基础，提出一种数字模拟过程中处理发育迟缓个体(简称时滞个体)的方法。

一、问题的提出

一个种群的增长过程，是种群中每个个体生长发育状态的总表现。由于个体之间的差异，发育有先有后，发育较早和较晚的个体少，中间类型的较多，形成“两头少，中间多”的普遍规律。根据棉铃虫在不同温度不同发育阶段的资料分析，还表明种群中的“两头”并不对称，大多数表现为发育时间偏长的个体数多于发育时间偏短的个体数。往往由于存在一小部分个体发育特别迟缓，把整个种群的发育时间分布拉得很长的现象(见表 1)。对于这

表 1　在 25℃ 条件下，棉铃虫幼虫化蛹时间的分布(引自中国科学院动物研究所昆虫生态室实验)

化蛹时间(天)	组中值	频数(个)
16—17	16.5	3
17—18	17.5	24
18—19	18.5	29
19—20	19.5	20
20—21	20.5	3
21—22	21.5	1
22—23	22.5	1
23—24	23.5	1
24—25	24.5	1
25—26	25.5	1

本文于 1978 年 10 月收到。
* 管致和、丁岩钦同志曾对本文的假设提出宝贵意见，在此表示感谢。

种发育时间的分布资料，我们曾采用 Goudriaan (1973) 和 de Wit 等 (1974) 的对称分布来拟合(见表 2)，模拟的结果经过 χ^2-检验，不应认为表 1 资料具有 Goudriaan (1973)和 de Wit 等(1974)所给出的对称分布的形式。我们亦用 Stinner (1975) 提出的偏态分布对表 1 资料进行拟合，仍出现“两头”理论个数偏多，“中间”理论个数偏少的现象，结果也不理想(见表 3)。因此，有必要提出一种适用于模拟如表 1 所给出的资料的分布模型。

表 2 根据 Goudriaan (1973) 的方法对表 1 资料的模拟结果的统计分析

天数(组中值)	实际频数 E	模拟结果 O	$\chi^2=\frac{(O-E)^2}{O}$
15.5	0	2.0	6.0036
16.5	3	9.2	
17.5	24	18.5	1.6351
18.5	29	21.3	2.7836
19.5	20	16.7	0.6521
20.5	3	9.6	4.5375
21.5	1	4.4	0.4313
22.5	1	1.6	
23.5	1	0.5	
24.5	1	0.2	
25.5	1	0.0	

自由度为 6−2−1=3 的 χ^2 变量在信度为 0.05 时的检验临界值 $\chi^2_p=7.815$。故小于 $\Sigma\frac{(O-E)^2}{O}$，应认为理论分布与实际分布差异显著

表 3 根据 Stinner 等 (1975) 提出的模型对表 1 资料的拟合结果的统计分析

天数组中值 t	$z_t=\frac{B-t^*}{B-A}$	$y_t=(1-z_t)^{\theta z_t^k}$	理论累积频数 $84\cdot y_t$	理论频数 O	实际频数 E	$\chi^2=\frac{(O-E)^2}{O}$
16.5	0.9	0.1481	12.44	12.44	3	7.1635
17.5	0.8	0.3488	29.30	16.86	24	3.0237
18.5	0.7	0.5475	45.99	16.69	29	9.0795
19.5	0.6	0.7145	60.02	14.03	20	2.5403
20.5	0.5	0.8384	70.43	10.41	3	5.2746
21.5	0.4	0.9204	77.32	6.89	1	5.0351
22.5	0.3	0.9681	81.32	4.00	1	1.0752
23.5	0.2	0.9911	83.25	1.93	1	
24.5	0.1	0.9989	83.91	0.66	1	
25.5	0.0	1.0000	84.00	0.09	1	
						Σ:33.1919

自由度为 7−2−1=4 的 χ^2 变量在信度为 0.05 时的检验临界值 $\chi^2_p=9.488$。故小于 $\Sigma\frac{(O-E)^2}{O}$，应认为理论分布与实际分布差异显著。

* $z_t=\frac{B-t}{B-A}$，$y_t=(1-z_t)^{\theta z_t^k}$，其中 $B=25.5$，$A=15.5$，$\theta=1.02523$，$k=2.01137$。

二、假设与模型

表 1 的资料表明，该种群中大多数个体在第 21 天以前化蛹，在第 18—19 天之间化蛹

的个体数最多；而且大多数个体的发育时间对称地分布在这个众数时间的附近(见表 1 虚线上部分)。另外，有一小部分个体发育特别迟缓，零零星星地拖到第 26 天才完全化蛹。为讨论方便，把这些个体叫做时滞个体*。

显然，一个种群的动态主要决定于大多数个体，表 1 中占总数只 6% 左右的时滞个体对整个种群的动态是不起决定性作用的。为模拟处理方便，不妨把时滞个体与正常个体分开，将整个种群看成是两个总体的组合：一个是由正常个体组成的总体，它们是影响种群动态的决定性因素；另一个是由时滞个体所组成的总体，它们只能对整个种群的动态起修正作用。例如表 1 中大多数个体在最多一天(即第 18.5 天)的前后各两天时间内化蛹，也可以说在第 21 天以前化蛹，故可把它们当成一个正常总体；而化蛹时间在 21 天以后的个体，就划归时滞总体。这样划分后，基本上就可以把正常总体当成具有对称分布形式的了。

为检验这种划分的合理性，可将正常总体的发育时间期望值及均方差的估计值求出，分别得到 $\hat{m}=\bar{x}=18.45$，$\hat{\sigma}=\sqrt{\frac{n}{n-1}}\ S=0.9323$，故正常总体的发育时间应该在 $\hat{m}+3\hat{\sigma}=21.25$ (天)以内。可见化蛹时间在第 21 天以后的个体，不应与正常个体同属一个发育时间分布总体之内**，也就是说，把种群按正常总体与时滞总体划分的这种做法，有统计检验作为依据。

把单种种群分成正常总体与时滞总体进行处理，就是本文提出的模型的基本假定。下面讨论分为两个总体后的种群发育时间分布模型。

假定正常总体与时滞总体的发育时间分布频率函数分别为 $f_1(t)$ 及 $f_2(t)$ (其中 $f_1(t)$ 可以是具有对称分布形式的分布频率函数)，两个总体在种群中所占的百分率分别为 λ_1 及 λ_2 (其中 $\lambda_1+\lambda_2=1$)。那么，正常总体及时滞总体的发育时间分布函数分别为：

$$F_1(t)=\int_{-\infty}^{t} f_1(\tau)d\tau \text{ 及 } F_2(t)=\int_{-\infty}^{t} f_2(\tau)d\tau, \tag{1}$$

若以 $F(t)$ 表示整个种群的发育时间分布函数，则可以证明：

$$\begin{aligned} F(t) &= \lambda_1 F_1(t)+\lambda_2 F_2(t) \\ &= \int_{-\infty}^{t}[\lambda_1 f_1(\tau)+\lambda_2 f_2(\tau)]d\tau, \end{aligned} \tag{2}$$

从而得到种群的发育时间分布频率函数为：

$$\begin{aligned} f(t) &= \lambda_1 f_1(t)+\lambda_2 f_2(t) \\ &= f_1(t)+\lambda_2[f_2(t)-f_1(t)]. \end{aligned}$$

事实上，当种群的总个体数 N 很大，且正常总体和时滞总体的个体数 N_1 及 N_2 也都充分大时，可以根据(1)得到时刻 t 种群中正常总体的已发育个体数为 $N_1F_1(t)$，时滞总体的已发育个体数为 $N_2F_2(t)$。故种群在时刻 t 的已发育个体数为 $N_1F_1(t)+N_2F_2(t)$，这个数目应该等于种群的总数 N 乘以种群的发育时间分布函数在时刻 t 的值 $F(t)$，即

* 种群中存在部分发育特别迟缓的个体这种规律性现象叫做时滞现象。本文把这种个体叫做时滞个体。并为区别起见，把非时滞个体叫做正常个体。

** 在 21—22 天中化蛹的个体，应认为是在 21.5 天 (>21.25 天)化蛹，故也不属于正常总体。此外，以 $\hat{m}+3\hat{\sigma}$ 做为检验的界限是考虑到正常总体具有 Goudriaan (1973) 所给出的对称分布这一假定。

TIME	Y
	Y_{min} 0.00000 — Y_{max} $0.79002_{10}+2$
15.00	0.00000
15.50	0.00000
16.00	0.00000
16.50	$0.28379_{10}+1$
17.00	$0.11922_{10}+2$
17.50	$0.26788_{10}+2$
18.00	$0.43379_{10}+2$
18.50	$0.57580_{10}+2$
19.00	$0.67526_{10}+2$
19.50	$0.73462_{10}+2$
20.00	$0.76565_{10}+2$
20.50	$0.78016_{10}+2$
21.00	$0.78632_{10}+2$
21.50	$0.78872_{10}+2$
22.00	$0.78959_{10}+2$
22.50	$0.78989_{10}+2$
23.00	$0.78998_{10}+2$

TIME	Y
	Y_{min} 0.00000 — Y_{max} $0.84000_{10}+2$
15.00	0.00000
15.50	0.00000
16.00	0.00000
16.50	$0.28379_{10}+1$
17.00	$0.11922_{10}+2$
17.50	$0.26788_{10}+2$
18.00	$0.43379_{10}+2$
18.50	$0.57580_{10}+2$
19.00	$0.67526_{10}+2$
19.50	$0.73474_{10}+2$
20.00	$0.76645_{10}+2$
20.50	$0.78291_{10}+2$
21.00	$0.79289_{10}+2$
21.50	$0.79529_{10}+2$
22.00	$0.80188_{10}+2$
22.50	$0.80920_{10}+2$
23.00	$0.81665_{10}+2$
23.50	$0.82342_{10}+2$
24.00	$0.82896_{10}+2$
24.50	$0.83309_{10}+2$
25.00	$0.83309_{10}+2$
25.50	$0.83591_{10}+2$
26.00	$0.83771_{10}+2$
26.50	$0.83878_{10}+2$
27.00	$0.83938_{10}+2$

图 1 资料的模拟结果图

(①系指(2)式所给模型的正常总体的模拟输出,②系指(2)式所给模型的整个种群的模拟输出)

$$NF(t) = N_1F_1(t) + N_2F_2(t),$$

考虑到 $\lambda_1 = N_1/N$ 及 $\lambda_2 = N_2/N$，则有：

$$F(t) = \lambda_1F_1(t) + \lambda_2F_2(t).$$

根据(2)不难得到，两个总体的期望值 m_i 及方差 $\sigma_i^2(i = 1, 2)$ 与整个种群的期望值 m 及方差 σ^2 之间存在下列关系式：

$$m = \lambda_1m_1 + \lambda_2m_2, \tag{3}$$

$$\sigma^2 = \lambda_1\sigma_1^2 + \lambda_2\sigma_2^2 + \lambda_1\lambda_2(m_1 - m_2)^2. \tag{4}$$

(2) 式可进一步化为：

$$F(t) = F_1(t) + \lambda_2[F_2(t) - F_1(t)]. \tag{5}$$

可见(2)式所给出的种群发育时间分布模型 $F(t)$，实际上是以正常总体的对称分布 $F_1(t)$ 为基础，并附有一个修正项 $\lambda_2[F_2(t) - F_1(t)]$，修正作用的大小由 λ_2 值的大小决定。当 λ_2 值比较小，即时滞总体在种群中所占的比例很小时，种群的发育时间分布将以正常总体的发育时间分布 $F_1(t)$ 为主体（参见图 1 中①与②的比较）。有时时滞个体只有一、两个，此时可以忽略修正项，同时种群分布也以对称分布的形式出现。

表 4　根据(2)式的模型对表 1 资料的模拟结果的统计分析

(1) 天数 t	(2) 实际频数 f_t	(3) 实际累加频数 $\sum_{\tau\leqslant t} f_\tau$	(4) 模拟的理论累加频数 $NF(t)$	(5) 理论频数 $NF(t) - NF(t-1)$	(6) $\chi^2 = \frac{[(5)-(2)]^2}{(5)}$	(7) 理论分布 $F = \frac{(4)}{N}$	(8) 经验分布 $F^*(t+0) = \frac{3}{N}$	(9) $\lvert F(t) - F^*(t+0)\rvert$
15.5	0	0	0.0			0.0000	0.0000	0.0000
16.5	3	3	2.8	2.8	0.01429	0.0333	0.0357	0.0024
17.5	24	27	26.8	24.0	0.00000	0.3190	0.3214	0.0024
18.5	29	56	57.6	30.8	0.10519	0.6857	0.6667	0.0190
19.5	20	76	73.5	15.9	1.05723	0.8750	0.9048	0.0298
20.5	3	79	78.3	4.8	0.67500	0.9321	0.9405	0.0084
21.5	1	80	79.5	1.2	0.03333	0.9464	0.9524	0.0060
22.5	1	81	80.9	1.4	0.11429	0.9631	0.9643	0.0012
23.5	1	82	82.3	1.4	0.11429	0.9798	0.9762	0.0036
24.5	1	83	83.3	1.0	1.00000	0.9917	0.9881	0.0036
25.5	1	84	83.6	0.3	1.63333	0.9952	1.0000	0.0048
Σ	$N = 84$				3.74695		$D_N \doteq \max_t \lvert F(t) - F^*(t+0)\rvert = 0.0298$	

根据对棉铃虫在不同温度条件下种群在各个发育期的动态资料的分析，可以假定占总体的绝大多数的正常总体，符合 Goudriaan (1973) 提出的对称型分布。根据这一假定为前提，可把不对称的剩余部分划为时滞总体。我们依照上述假定及模型，在处理时滞总体的分布函数形式时，近似地仍采用与正常总体同样的对称型分布。从不同温度条件下各个发育期的模拟结果来看，(2)式给出的模型与实际资料相当吻合。

三、结果和讨论

对表 1 的资料以 21 天为界划分种群为两个总体，并分别用 Goudriaan (1973) 所提出的模型进行模拟，再按(2)的模式叠加两个总体，作为整个种群发育动态的模拟，得到了比

较满意的结果。图 1 是正常总体与整个种群的电子计算机模拟输出结果 $N_1F_1(t)$ 以及 $NF(t)$。表 4 根据表 1 的实际资料，与图 1② 的模拟数值结果做比较。可以看到，理论分布 $F(t)$ 与经验分布 $F^*(t+0)$ 十分吻合（见表 4 (3)、(4)栏）。表 4 第(6)栏进一步根据第 (2)及第(5) 栏求出各时间区间对应的 χ^2 值，得到的 χ^2 值都很小，它们的总和也相当小。由于(5)栏中理论频数小于 5 的需做适当的合并，合并后只有四项，但决定模型(2)的理论分布的参数共有 λ_2, m_1, m_2, σ_1^2 及 σ_2^2 等五个（参见 (3)、(4) 和 (5)式），参数个数多于项数不适于用 χ^2 值做分布适合度的检验。这里进一步采用柯尔莫哥洛夫的分布函数拟合优度检验标准来检验。由表 4 第(4)栏得到：

$$D_N = \max_t |F(t) - F^*(t+0)| = 0.0298$$

由柯氏检验表可查得，$n = 85$，$\alpha = 0.05$ 时有：

$$D_{n,\alpha} = 0.13072 \gg 0.0298 = D_N。$$

完全可以认为经验分布具有理论分布(2)的形式。

图 2 给出 30℃ 条件下棉铃虫化蛹时间的资料及采用模型 (2) 的模拟结果的比较，可以看到理论值与实际值也比较吻合。

TIME	Y	YMIN 0.00000 … YMAX 0.84000$_{10}$+2
10.00	0.00000	: *
10.50	0.00000	: ⊞
11.00	0.00000	: *
11.50	0.84061$_{10}$+1	: □*
12.00	0.26936$_{10}$+2	: *
12.50	0.47924$_{10}$+2	: □ *
13.00	0.64241$_{10}$+2	: *
13.50	0.74079$_{10}$+2	: *□
14.00	0.78905$_{10}$+2	: *
14.50	0.81099$_{10}$+2	: *□
15.00	0.82106$_{10}$+2	: *
15.50	0.82669$_{10}$+2	: ⊞
16.00	0.83066$_{10}$+2	: *
16.50	0.83373$_{10}$+2	: ⊞
17.00	0.83603$_{10}$+2	: *
17.50	0.83763$_{10}$+2	: ⊞
18.00	0.83764$_{10}$+2	: *
18.50	0.83867$_{10}$+2	: *
19.00	0.83929$_{10}$+2	: *
19.50	0.83964$_{10}$+2	: *
20.00	0.83983$_{10}$+2	: *

□ 实际
* 模拟
⊞ 实际与模拟数据相结合

图 2 在 30℃ 条件下棉铃虫幼虫化蛹时间的实际分布及模拟结果

根据对棉铃虫在不同温度下不同发育期的模拟分析，可以认为：

1. 存在时滞现象的昆虫种群的模拟模型，可以用正常个体构成的总体与时滞个体构成的总体组合而成的群体模型。在固定温度条件下，种群的发育时间分布可以用两个总体的发育时间分布的线性组合表示，线性组合的系数是两个总体在种群中所占的比例。在

做适当的划分后，两个总体的发育时间分布都可采用 Goudriaan (1973) 所提出的对称分布形式进行模拟。

2. 在变温条件下的模拟可做如下处理：把不同温度下两个总体的发育率以及所占的比例均视为温度的函数。在模拟过程中的每个时间步长内，可近似地把发育率和两总体的比例当成是常数（因为这时温度也可近似地当成是不变的），这样就可如 de Wit 等 (1974)的方法采用线性组合的形式来处理。

3. 鉴于本文用以研究分析的资料是实验室的资料，种群的总个体数不够大(一般只在100个左右)，所得结果的统计分析受到一定的影响(例如不可能都同样用 χ^2 检验法作为检验分布拟合程度的统一标准)，有可能存在某些偶然误差，有待进一步检验。虽然如此，从表 2、3、4 中 χ^2 值栏中可以看到，各相同时间区间中的 χ^2 值除个别外，一般表 4 中的值都比表 2 或 3 中的各对应值小，说明本文所提出的模型(2)所做的改进确是可取的。

参　考　文　献

de Wit, C. T. and Goudriaan, J. 1974 Simulation of ecological processes. Wageningen.

Goudriaan, J. 1973 Dispersion in simulation models of population growth and salt movement in the soil. Neth. *J. Agric. Sci.* **21**: 269—81.

Pielou, E. C. 1969 （卢泽愚译） 数学生态学引论，科学出版社，1978。

Stinner, R. E. et al. 1975 Simulation of temperature-dependent development in population dynamics models. *Can. Ent.* **107**: 1167—74.

A MATHEMATICAL SIMULATION TECHNIQUE FOR THE TIME-LAG INDIVIDUALS IN AN INSECT POPULATION

Chen Wei-bo

(Peking Agricultural University)

Chen Yu-ping

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

This paper deals with the digital simulation in different developmental stages of the cotton bollworn *Heliothis armigera*, at various temperatures. A simulation model, based on the study of the time-lag individuals in each developmental stage, was proposed.